

SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE ET ÉVOLUTION DES MONOGENEA MONOCOTYLIDAE, PLATHELMINTHES PARASITES DE SÉLACIENS

PAR

Alain LAMBERT

Chez les Monogènes, les problèmes de spécificité parasitaire vis-à-vis de l'hôte Poisson ont été développés par Bychowsky, 1957, Llewellyn, 1957, Baer et Euzet, 1961. Aussi, pour ces Plathelminthes, parler de « spécificité étroite » puis de « spécificité oioxène et sténoxène » (Euzet et Combes, 1980) est devenu un lieu commun. Lorsqu'il y a des cas de spécificité euryxène, ils sont souvent considérés comme des phénomènes relevant de transferts écologiques. Ainsi, le problème de l'évolution des Monogènes est indissociable de celui de l'évolution de leurs hôtes.

Les Sélaciens hébergent des Monogènes appartenant à sept familles différentes : les Acanthocotylidae Price, 1936, les Amphibdellatidae Bychowsky, 1957, les Hexabothriidae Price, 1942, les Loimoidae Bychowsky, 1957, les Microbothriidae Price, 1936, les Monocotylidae Taschenberg, 1879 et les Capsalidae Baird, 1853. De toutes ces familles, seules les six premières sont inféodées aux Sélaciens.

Les Acanthocotylidae et les Microbothriidae présentent des modes de fixation très spécialisés ; ils méritent une étude détaillée et comme beaucoup de familles de Monogènes, une révision basée sur l'analyse de nouveaux critères. Si les premiers sont des parasites de Rajidae, les seconds se rencontrent sur d'autres Sélaciens, plus variés. Dans les deux cas, certains genres ont été signalés chez des Téléostéens.

Les Amphibdellatidae sont un petit groupe strictement limité aux Torpilles. Quant aux Loimoidae, leurs affinités sont discutables, car si le hôte les rapproche des Monocotylidae, ils présentent à l'inverse des caractères anatomiques fort différents ; en particulier, l'ovaire n'entoure pas une branche du tube digestif comme cela est le cas chez les Monocotylidae.

A l'occasion d'une révision systématique de la famille des Hexabothriidae, Euzet et Maillard (1974) ont pu superposer leur nouvelle conception de la phylogénèse de ces Monogènes avec celle de leurs hôtes mettant en évidence une évolution parallèle en général conforme à la règle de Farenholz. Quelques cas cependant relèvent de phénomènes de capture.

A la suite de ce travail, nous avons repris le problème des Monocotylidae, eux-aussi parasites de Sélaciens, afin de comparer les modalités du parasitisme dans ces deux familles fort différentes par ailleurs puisqu'appartenant respectivement aux Polyopisthocotylea et aux Monopisthocotylea.

A. — SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES MONOCOTYLIDAE

Depuis la révision partielle de Young (1967), peu de travaux ont été consacrés aux Monocotylidae. Cette famille comprend actuellement 58 espèces appartenant à 22 genres répartis en 4 sous-familles : les Dendromonocotylinae, les Monocotylinae, les Calicotylinae et les Merizocotylinae¹.

1. Cet article était sous presse lorsque nous avons eu connaissance du travail de A. R. LAWLER : « Zoogeography and Host-specificity of the Superfamily Capsaloidae Price 1936. Virginia Inst. Mar. Sci. 1981 Special paper in marine Science n° 6, 650 p. ».

Le tableau 1 montre la répartition des genres dans les grandes unités systématiques de Séléciens telles qu'elles ont été définies par Compagno (1973) et amendées par Cappetta (1980).

Dans ce tableau, il ressort les faits suivants :

- 1) La plupart des Monocotylidae parasitent des Batomorphii. Il y a des exceptions :
 - a) le parasitisme de la Chimère (Holocéphale) par deux *Calicotyle*.
 - b) le parasitisme de *Pristiophorus cirratus* (Squalomorphii) par *Gymnocalicotyle inermis* (Calicotylinae)
 - c) le parasitisme de quelques Galeomorphii par *Cathariotrema selachii* (Merizocotylinae) et par trois espèces de *Calicotyle*.
- 2) Parmi les Batomorphii, ce sont essentiellement les Rajiformes et les Myliobatiformes qui hébergent la quasi-totalité des Monocotylidae. A chacun de ces taxons est inféodée une sous-famille de Monocotylidae :

Les Dendromonocotylinae se rencontrent chez les Myliobatiformes et les Calicotylinae chez les Rajiformes. Les Monocotylinae et Merizocotylinae sont présents dans chacun de ces ordres avec une spécificité étroite pour chacun des genres de parasites vis-à-vis de leurs hôtes.

Parmi les Batomorphii, les Torpediniformes et les Pristiformes sont singulièrement pauvres en Monocotylidae : *Empruthotrema torpedinis* chez *Torpedo marmorata* et *Neoheterocotyle impristi* chez *Pristis* sp., en sont les seuls exemples.

- 3) D'un point de vue écologique, chaque sous-famille de Monocotylidae semble inféodée à un microbiote particulier. Les Monocotylinae sont branchiaux, les Dendromonocotylinae cutanés et les Calicotylinae ont une tendance à l'endoparasitisme (cloaque, glande rectale, oviductes et coelome). Chez les Merizocotylinae, la majorité des espèces infeste les organes olfactifs, d'autres se retrouvent sur les branchies et la peau.

Ces remarques sont importantes si on considère les exceptions à la spécificité vis-à-vis des bêtes, ainsi :

Alors que les Torpilles ne sont pas des hôtes habituels de Monocotylidae, *Torpedo marmorata* est parasitée par *Empruthotrema torpedinis*, c'est-à-dire un Merizocotylinae dont une autre espèce, *Empruthotrema raiae*, se retrouve sur les Raies. Dans les deux cas, le microbiote du Ver est l'organe olfactif. Le même phénomène s'observe chez l'espèce *Cathariotrema selachii*, Merizocotylinae de Squales, elle aussi inféodée aux narines.

Gymnocalicotyle inermis a été décrit chez un *Pristiophorus* : ce Monogène, comme les autres Calicotylinae est là aussi interne (oviductes). Cette espèce est très proche systématiquement de *Dicotylotyle coeliaca* (Coelome).

Le genre *Calicotyle* lui-même a été rencontré chez la Chimère (Holocéphale) dans le même microbiote (cloaque) que les hôtes habituels (*Raja* sp.). Il nous paraît difficile d'expliquer ce parasitisme par autre chose que des phénomènes de capture écologique.

B. — ÉVOLUTION ET ORIGINE DES MONOCOTYLIDAE

L'étude de la morphologie et de l'anatomie des Monocotylidae ne permet pas à l'heure actuelle de mettre en évidence, à l'intérieur de la famille, des relations d'ordre phylétique nettes ; si l'anatomie est assez homogène, sans variations importantes, le hôte, à l'inverse, a subi de profonds remaniements. La figure 1 schématise les grands types de hôte connus. Comme Bychowsky (1957) et Young (1967), nous pensons que le type primitif correspond au sébema suivant : il y a un *loculus central* d'où rayonnent 8 septums radiaires délimitant 8 *loculi périphériques*. A chaque septum est associée une

BATOMORPHII						SQUALOMORPHII	GALEOMORPHII
TORPEDINIFORMES	MYLIOBATOFORMES			RAJIFORMES		PRISTIFORMES	PRISTIOPHIFORMES
	Dasyatoidea	Myliobatoidea	Mobulidae	Rhinobatoidei	Rajoidei		
<i>Dendromonocotylinae</i> (6 sp.)	<i>Dendromonocotyle</i> (4 sp.)	<i>Clemacotyle</i> (1 sp.)	<i>Dendromonocotyle</i> (1 sp.)				
<i>Monocotylinae</i> (28 sp.)	<i>Monocotyle</i> (6 sp.) <i>Dasybatotrema</i> (1 sp.) <i>Decacotyle</i> (1 sp.) <i>Diploheterocotyle</i> (1 sp.) <i>Heterocotyle</i> (6 sp.) <i>Tympanocirrus</i> (2 sp.)	<i>Monocotyle</i> (1 sp.) <i>Alloheterocotyle</i> (1 sp.) <i>Papillocotyle</i> (2 sp.)		<i>Anoplocotyloides</i> (1 sp.) <i>Horricauda</i> (2 sp.) <i>Spinuris</i> (2 sp.) <i>Trogrocephalus</i> (1 sp.)		<i>Neoheterocotyle</i> (1 sp.)	
<i>Calicotylinae</i> (12 sp.)				<i>Calicotyle</i> (1 sp.)	<i>Calicotyle</i> (6 sp.) <i>Dictyocotyle</i> (1 sp.)	<i>Gymnocalicotyle</i> (1 sp.)	<i>Calicotyle</i> (3 sp.)
<i>Merizocotylinae</i> (12 sp.)	<i>Empruthotrema</i> (1 sp.)	<i>Thaumatocotyle</i> (4 sp.)	<i>Thaumatocotyle</i> (1 sp.)		<i>Empruthotrema</i> (1 sp.) <i>Merizocotyle</i> (4 sp.)		<i>Cathariotrema</i> (1 sp.)

TABLEAU 1. — Répartition des genres de Monocotylidae chez leurs hôtes (Holocéphales exclus).

paire de crochets larvaires (septum antérieur médian excepté) ; soit un total de 14 crochets. Une seule paire de hamuli arme ce haptereur ; ils sont au niveau des septums postéro-latéraux (Fig. 1 A).

Il est cependant difficile d'utiliser ces seules variations sur le plan évolutif à l'intérieur des Monocotylidae dont une révision plus complète de tous les genres s'impose. Sur ce point, nous ne pouvons aller plus loin que les conclusions de Young (1967).

Il est par contre intéressant de comparer le parasitisme des Sélaciens par les Monocotylidae à celui des Hexabothriidae. Ceci pour les raisons suivantes ; chacune de ces familles est exclusive aux Sélaciens et chacune appartient aux deux grands types de Monogènes, les Monopisthocotylea (pour la première) et les Polyopisthocotylea (pour la seconde).

Les Monocotylidae sont, nous venons de le voir, anatomiquement assez homogènes. Ils sont d'autre part limités à un groupe d'hôtes écologiquement spécialisés : les Rajiformes et les Myliobatiformes.

A l'inverse, pour les Hexabothriidae, il a été possible d'établir à l'intérieur de la famille des affinités phylétiques basées sur des variations morpho-anatomiques significatives (Euzet et Maillard, 1974). Ces Polyopisthocotylea se sont diversifiés sur tous les Sélaciens et six genres se rencontrent chez les Batoides.

Monocotylidae et Hexabothriidae s'opposent par contre à d'autres points de vue : les premiers ont des microbiotopes variés (branchies, peau, narines, cloaque, oviducte, cavité générale) ; les seconds sont inféodés aux branchies. A ceci correspond une plus grande diversité du haptereur chez les Monocotylidae (Fig. 1) ; malgré l'existence de déformations liées à divers modes d'attachement sur la branchie (Euzet et Maillard, 1976), cette diversité du haptereur est relativement moins importante chez les Hexabothriidae.

Si nous considérons ces familles par rapport aux autres Monogènes :

- L'étude des oncomiracidiums des Monocotylidae, si elle confirme leur appartenance au type Monopisthocotylea, montre surtout d'étonnantes ressemblances avec les Dactylogryidea de Téléostéens, au niveau du haptereur, du système excréteur (Kearn, 1968, 1970), des cellules ciliées et de la cétotaxie (Lambert, 1980a).
 - L'oncomiracidium des Hexabothriidae est bien du type Polyopisthocotylea, mais il présente des caractères originaux qui le distinguent nettement de celui des Téléostéens (Lambert, 1980a).
- Ces remarques sur les données larvaires nous amènent à penser que :

- 1) Les Hexabothriidae sont dès l'origine des parasites de Sélaciens, ce qui explique chez les adultes l'existence d'une anatomie relativement variée et leur radiation évolutive chez la plupart des Sélaciens. Leur habitat exclusivement branchial étant à l'origine d'une certaine stabilité morphologique du haptereur. Tout ceci se comprend si on considère ce parasitisme comme étant très ancien (Fig. 2).
- 2) Les Monocotylidae ne sont pas à l'origine des parasites de Sélaciens ; il s'agirait d'un phénomène de capture à partir de Monogènes de Téléostéens qui se sont adaptés à des Batoides (Fig. 2). Le para-

FIG. 1. — Représentation schématique du haptereur des Monocotylidae.
(Les sélerites qui arment nombre de ces haptereurs ne sont pas représentés).

A. — Morphoanatomie d'un Monocotylidae. Cet archétype théorique montre les caractères fondamentaux de cette famille : l'ovaire entourant la branche droite du tube digestif et le haptereur organisé en loeuli, un loculus central et 8 loeuli périphériques séparés par 8 septums radiaires ; il y a 14 crochets et une seule paire de hamuli.

On retrouve cette disposition primitive du haptereur chez plusieurs genres de Monocotylinae (*Monocotyle*, *Anoplocotyleides*, *Heterocotyle*, *Spinurix*).

B. — Haptereur des Monocotylinae.

B1 : *Dasybatotrema*, *Horricauda*, *Troglocephalus*.

B2 : *Decacotyle*, *Papillocotyle*, *Allheterocotyle*.

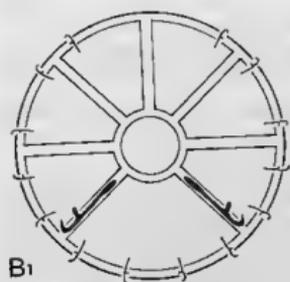
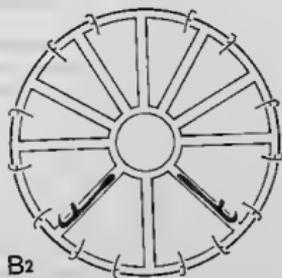
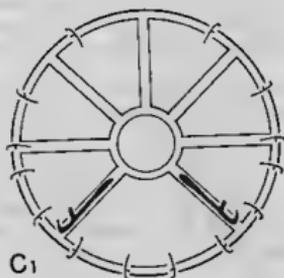
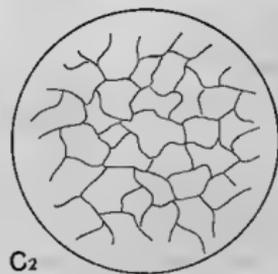
C. — Haptereur des Callicotylinae.

C1 : *Callicotyle* ; C2 : *Dictycotyle*.

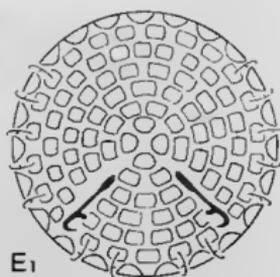
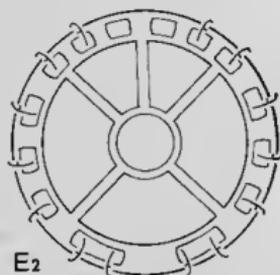
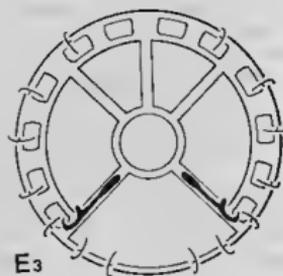
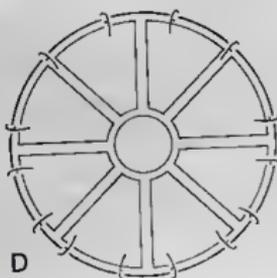
D. — Haptereur des Dendromonocotylinae.

E. — Haptereur des Merizocotylinae.

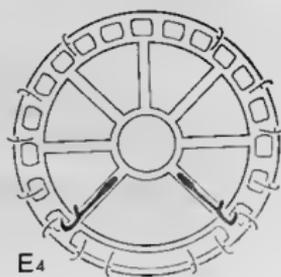
E1 : *Catharotrema* ; E2 : *Empruthotrema* ; E3 : *Thaumatocotyle* ; E4 : *Merizocotyle*.

B₁B₂C₁C₂

A

E₁E₂E₃

D

E₄

sitisme des Sélaciens par les Monocotylidae serait donc plus récent. L'existence chez eux d'une anatomic homogène des divers genres s'expliquerait par le fait qu'ils n'ont pas eu le temps de se diversifier, contrairement aux Hexabothriidae. Le haptère des Monocotylidae, par contre, a subi des transformations relativement plus importantes ; cela serait dû à la conquête de microbiotopes variés.

Nous avons ici un nouvel exemple illustrant chez ces ectoparasites une plus grande plasticité adaptative du haptère par rapport à l'anatomie corporelle. Un phénomène analogue a été déjà mis en évidence chez les Ancyrocephalidae de Mugilidae (Lambert et Sanfilippo, 1977).

Dans chacune des quatre sous-familles de Monocotylidae, le haptère a subi une évolution au sein même de chaque microbiotope. Cela s'est traduit par l'acquisition ou la disparition de septums, la perte de bamuli dans certains cas (Dendromonocotylinae, quelques Merizocotylinae), l'acquisition de sclérites sur les septums ou la face dorsale du haptère. A ce sujet, il est remarquable de noter que l'attachement entre les lamelles branchiales est allé de pair chez certains Monocotylinae avec la différenciation de tels sclérites sur la face dorsale du haptère (*Horricauda*, *Spinuris*). Ces néoformations cuticulaires ne sont pas homologues des hamuli dorsaux des Dactylogyridea dont l'origine corporelle a été démontrée (Lambert, 1980b). Dans les deux cas, il y a, en réponse à une fixation entre deux lamelles branchiales, acquisition d'un système d'attachement dorsal qui s'ajoute au système originel ventral. Mais l'origine ontogénique de ces structures est fondamentalement différente chez les Monocotylidae et chez les Dactylogyridea. Cet argument nous fait penser que la séparation de ces deux groupes de Monogènes est relativement ancienne et qu'au moment de la capture, dont nous avons précédemment discuté, le stock ancestral n'avait pas encore différencié de structures de fixations dorsales.

En résumé, si nous faisons référence aux hôtes, les Rhinobates, parce qu'ils sont les plus anciens Batoïdes actuellement connus (Jurassique supérieur), seraient les hôtes originels des premiers Monocotylidae. Les Monocotylinae actuels issus de cette souche ancestrale, se seraient diversifiés sur les Dasyatidae apparus plus tard à partir du stock Rhinobates, l'essentiel de l'évolution se faisant ensuite par la conquête de nouveaux microbiotopes. Les Calicotylinae directement issus des Monocotylinae ancestraux se seraient spécialisés à un mode de vie caractérisé par une nette tendance à l'endoparasitisme. Ils ont eux-mêmes été à l'origine de plusieurs phénomènes de capture chez quelques Squales et chez la Chimère (Holocephale). Les Dendromonocotylinae résultent d'une spécialisation à un substrat cutané ; cette orientation se limitant aux Myliobatiformes.

Quant aux Merizocotylinae, ils sont actuellement inféodés aux fosses nasales, avec des exemples dans les principaux groupes de Batoïdes y compris les Torpediniformes. De par la morphologie de leur haptère ils apparaissent comme les plus spécialisés (Fig. 1).

Les Rhinobatoïdei et les Dasyatidae apparaissent comme des « hôtes-clé » de l'évolution des Monocotylidae. Si la pauvreté des Mobulidae peut s'expliquer par une écologie différente (ces Raies étant actuellement néctiques et non benthiques), il n'en est pas de même pour les Torpilles dont le parasitisme est curieux : *Epicotyle torpedinis* et *Empruthotrema torpedinis* sont manifestement des captures, mais le cas des Amphidellatidae qui leur sont spécifiques mérite une étude détaillée.

FIG. 2. — Hypothèse sur l'origine et l'évolution des Monocotylidae (Monopisthocotylea) et des Hexabothriidae (Polypisthocotylea).

L'étude comparée du parasitisme des Sélaciens par les Hexabothriidae et des Monocotylidae permet d'envisager une origine différente pour ces deux familles de Monogènes. Les Hexabothriidae seraient dès leur origine des parasites de Sélaciens et leur évolution chez ces hôtes s'est faite conformément à la règle de Farenholz (flèches sombres).

Les Monocotylidae présentant de grandes affinités avec les Dactylogyridea de Téléostéens, nous suggérons l'hypothèse d'une origine commune. Les Monocotylidae seraient alors des parasites de capture à partir du stock ancestral (1) d'où sont aussi issus les Dactylogyridea de Téléostéens actuels (flèches claires). Cette hypothèse n'exclut pas un rôle éventuel des faunes de Poissons disparues (Hyodontes, Cténaeanthes, Holostéens, etc.). Nous avons noté ici l'éventualité d'une origine commune aux Dactylogyridea et aux Monocotylidae à partir d'un stock ancestral (2) chez les Holostéens. Il faut alors admettre un phénomène de double capture. (Les flèches interrompues représentent des phénomènes de capture).

CONCLUSION

Il est toujours délicat, chez les parasites en général et chez les Monogènes en particulier, d'essayer d'imaginer leur évolution en fonction de leurs hôtes.

Dans le couple hôte-parasite, on ne possède des éléments paléontologiques que chez l'hôte. Notre hypothèse sur l'origine et l'évolution des Monocotyliidae, basée sur l'étude des formes vivantes reste de ce fait hasardeuse et discutable. Chez les Monogènes, toutes les réflexions de ce type restent subordonnées à un éventuel rôle des hôtes actuellement disparus mais dont les populations fossiles attestent leur importance dans les faunes antérieures (Holostéens, Ctenacanthes, Hyhodontes, etc...). Il serait étonnant, compte tenu de l'existence de phénomène de capture chez ces Plathelminthes monoxènes, que ces formes d'hôtes disparues n'aient pas joué un rôle dans l'évolution de leurs Parasites.

Remerciements :

Nous remercions monsieur Henri Cappetta, spécialiste de Sélaciens, pour son aide amicale.

BIBLIOGRAPHIE

- BAER, J. G. et EUZET, L., 1961. — Classe des Monogènes. In « *Traité de Zoologie* ». P. P. Grassé, Masson Édité, T. 4, 1^{er} fascicule, 243-325.
- BYCHOWSKY, B. E., 1957. — Monogenetic Trematodes, their systematics and phylogeny (en Russe). Akad. Nauk. C.C.C.P., 1-509.
- CAPPETTA, H., 1980. — Les Sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. II. *Batoïdes*. *Paleontographica*. Abt. A., 168 (5-6), 149-229.
- COMPAGNO, L. J. V., 1973. — Interrelationships of living elasmobranchs. *Zool. J. Linnean Society*, Suppl. N° 1, 53, 15-61.
- EUZET, L. et COMBES, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mémoire de la Soc. Zool. France*, n° 40, tome 3, 239-285.
- EUZET, L. et MAILLARD, C., 1974. — Les Monogènes Hexabothriidae Price, 1942. Historique, Systématique et Phylogénèse. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 3^e série, 206, Zool. 136, 113-141.
- EUZET, L. et MAILLARD, C., 1976. — Mécanisme de fixation à l'hôte de quelques Hexabothriidae Price, 1942 (en Russe). Vol. « In memoriam B. E. Bychowsky ». *Inst. Biol. Ped. Akad. Nauk. U.S.S.R.* 34 (137), 115-122.
- KEARN, G. C., 1968. — The larval development of *Merizocotyle* sp. a monocotylid Monogenean from the nasal fossae of *Raia undulata*. *Parasitology*, 58, 921-928.
- KEARN, G. C., 1970. — The oncomiracidia of the monocotylid Monogeneans *Dictyocotyle coeliaca* and *Calicotyle kroyeri*. *Parasitology*, 61, 153-160.
- LAMBERT, A., 1980a. — Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 2^e partie. Structures agyrophiles des oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* 55 (3), 281-325.
- LAMBERT, A., 1980b. — Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 1^{re} partie. Développement post-larvaire. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* 55 (2), 165-198.
- LLEWELLYN, J., 1957. — Host specificity in Monogenetic Trematodes. In « First Symposium on host-specificity among Parasites of Vertebrates USB et Université de Neuchâtel, 199-211.

YOUNG, P. C., 1967. — A taxonomic revision of the subfamilies Monocotylineae Gamble, 1896 and Dendromonocotylineae Hargis 1955 (Monogeneoidea, Monocotylidae). *J. Zool. Lond.*, 153, 281-422.

DISCUSSION

GAYET. — Quels sont les Téléostéens parasités ?

LAMBERT. — Tous.

LLEWELLYN. — To derive the Monocotylidae from the Dactylogyridae requires a posterior migration of some hooks.

LAMBERT. — Je pense qu'il est préférable de baser une classification sur des caractères larvaires plutôt que sur un organe de fixation variable.

EUZET. — Je suis d'accord avec M. Lambert pour utiliser la chétotaxie des larves dans la classification. Le système nerveux est moins soumis à des changements adaptatifs que l'organe de fixation.